

千原光雄*: 本邦暖海産緑藻類の生活史に関する研究 (5)

プシユドウウルベラの1種の生活史について **

Mitsuo CHIHARA*: Studies on the life-history of the green algae in the warm seas around Japan (5)

On the life-history of *Pseudulvella* sp.**

キートホラ科 (Chaetophoraceae) の1員である *Pseudulvella* 属は 1909 年 Wille によつて設けられた属で、海及び淡水共に生育する事が知られている。さて Fritsch (1935) によるとキートホラ科は、体構造の観点から Chaetophorae, Prostratae 及び Erectae の3つのグループにわけられ、*Pseudulvella* は *Ulvella*, *Pringsheimiella* などと共に Prostratae に入っている。

一般にキートホラ科植物の生殖や発生等の研究は、その体が肉眼的大きさをもつものではかなりの処まで行われているが、Prostratae グループのように顕微鏡的な体のものでは非常に少く、しかもその殆どが断片的なものでしかない。従つて生活環も詳しくは不明である。

筆者は 1952 年から Prostratae のメンバー数種について生活史を明かにするため、培養による実験観察を行つてきているが、今回はそのうち *Pseudulvella* の1種について報告する。

§ 材 料 と 方 法

わが国における *Pseudulvella* 属の生育は、早くから予想されていた処であるが、その体の微少な事が主な原因となつてか、現在まで報告はない。筆者がここに用いた種類は伊豆下田鍋田湾及びその海水を使用する水槽内から得たものである。天然における生育帯は潮間帯附近とその下部で、岩石・ガラス・陶器・杭或は他の海藻の上などに生えている。基質に対する選択性は特にないと想像される。

はじめ海中にスライドグラスをとりつけた装置を適当日数放置し、これに *Pseudulvella* を着生させ、後に室内での孢子放出実験に供した。この際同一スライドグラス上に混在する他藻は顕微鏡下でできるだけ取除いて使用した。この方法を繰り返し行う事によつて、かなり純粋な *Pseudulvella* 単一種の実験観察が可能であつたが、しかし後にこれと同じ種類が常時流水中の水槽に多数生育する事がわかり、コレクターとしてガラスプレート等を設置する事により材料収集は容易となつた。

* 東京教育大学下田臨海実験所、静岡県下田町。Shimoda Marine Biological Station, Shimoda, Shizuoka Pref.

** 下田臨海実験所 業績 95 号

生活環の実証に当つては、孢子付けしたスライドガラスを生簀に装置し海中に垂下しての培養と、更に平行して室内培養を行い、随時その成長過程を鏡し世代を繰返させる事に努力を払つた。

§ 実験 と 観 察

(1) 成熟個体 この海藻の生育は年を通じて観察できるが、しかし季節によつて多少の量的変化は見られる。概して海水温度の高い時期の成長は低温時に較べてより旺盛である。成熟体の現れる傾向もこれと全く同じで夏に多く冬に少い。参考までに 1954 年から 1956 年までの観察で游走孢子の形成放出を確認した月日を挙げると第1表のようである。尚これらの孢子は後述するようにいずれも無性的な游走細胞のみであつた。

生殖器官は放射状に伸びた体の縁辺先端部を除いて他のいずれの部分にも形成されるが、一般には2層以上になつた中央部の柔組織状の処が最も普通である (Fig. 3, P.S.T.) しかし1層の部分でも、或は体全体が1層からなる段階のものでも生殖細胞形成能力はもっている (Fig. 3, J-O)。

Table 1. Table showing the day on which the swarm-er liberation was observed for three years of 1953, 1954, and 1955

1954	Jan.	13, 14
	Feb.	28
	Apr.	12
	Jeun	3, 10
1955	Jan.	25
	Feb.	19, 20
	Mar.	18, 19
	Apr.	28, 29, 30
	Oct.	22, 23
	Nov.	13, 14
1956	Jan.	23
	Feb.	14, 15, 16, 28, 29
	Apr.	27, 28
	June	4, 5, 6
	July	25, 26
	Aug.	23, 24, 28, 29, 30, 31
	Sept.	3, 9, 10, 12, 13, 15, 12, 22, 29, 30
	Oct.	16, 17, 18
	Dec.	9, 10, 11

孢子嚢は上述の部分の栄養体構成細胞がそのまま変成したもので、細胞はやや膨満し凸出する傾向はあるが特殊な器官形成はない。熟期が近づくにつれて細胞の内容は次第に緻密となり均等化し色調は濃くなる。やがて原形質に分割が起り1孢子嚢内に4-8-16 游走細胞の形成を見る。この際游走細胞の数は孢子嚢構成細胞の大きさに影響される。その後孢子嚢内の游走細胞は徐々にうごめき始めるが、次第に運動は活潑となり、遂に孢子嚢の表面にできた放出孔 (径 $3.7-5.0 \times 5.5-6.5 \mu$) (Fig. 1, A) から外部へ泳ぎだす。放出時刻は一般に朝が最も盛んであるが、蔭干刺戟、光照射の変化など、人為的処理によりある程度変える事もできる。

(2) 游走細胞とその発芽 游走細胞は $6.2-7.0 \times 3.5-4.5 \mu$ で体内に1眼点と色素体及び顆粒物質をもち、更に先端部から長さ $9-11 \mu$ の鞭毛を4本だしている。体の形は緑藻類に多く見られる西洋梨形というよりはむしろ三角形乃至卵円形に近い (Fig. 1, B; Fig. 3, A)。走光性は明かに正である。接合能力は全く無い。しばらく游泳の後基質に附着し鞭毛を失い球形 (径 $4.2-5.1 \mu$) となる (Fig. 1, C)。

発芽様式は猪野 (1949) が真性紅藻類で名づけた間接

盤状型をとる。即ち着生孢子の一端から発芽管が伸び (Fig. 1, D) 内容物はその部分へ移行する (Fig. 1, E, F)。その結果原孢子の部分は空虚となる。やがて突出部と原孢子の境に隔膜ができる (Fig. 1, G; Fig. 3, C, D)。この頃になると色素体やピレノイドはその輪廓が次第に明瞭となってくる。眼点はまだ残っている (Fig. 1, G)。その後連続する細胞分裂が起り図に示したような多細胞の発生体となる (Fig. 1, H-J; Fig. 3, E, F)。もはや眼点は見られない。更に成長するに伴い縁辺部から外側に放射状に細胞糸を伸長するが、この場合互に接する隣同志の細胞糸は合着してゆくので結局発生体は中央部から順次縁辺に向つて擬柔組織を形成する (Fig. 2, A, B; Fig. 3, I)。この時期になると新たに細胞の水平分裂が中央部分に起り体は層を増す (Fig. 2, C, D)。このような過程を繰り返す事により発生体は、縁辺部は1層であるが中央部は多層で柔組織状を呈し全体として同心円状に拡大した円盤状の体となるに至る (Fig. 3, S, T)。その最も大きいものは径 $600-750\mu$ に達する。

ここで少しく体の概略について記述してみよう。色調は暗緑色である。細胞の形は、中央部でやや不規則な4-5-6角形 (大きさ, $7.5-11.3 \times 8.5-14.0\mu$)。であるが、縁辺に及ぶに従い細長くなる ($4.0-8.5 \times 8.5-19.0\mu$)。尚最縁辺のものはやや棍棒状を呈するものが多い。細胞内には1核ピレノイド及び板状の葉緑体をもっている。細胞の表面における毛状体及び裏面における penetrating rhizoid は全く見る事はできない。尚縁辺部

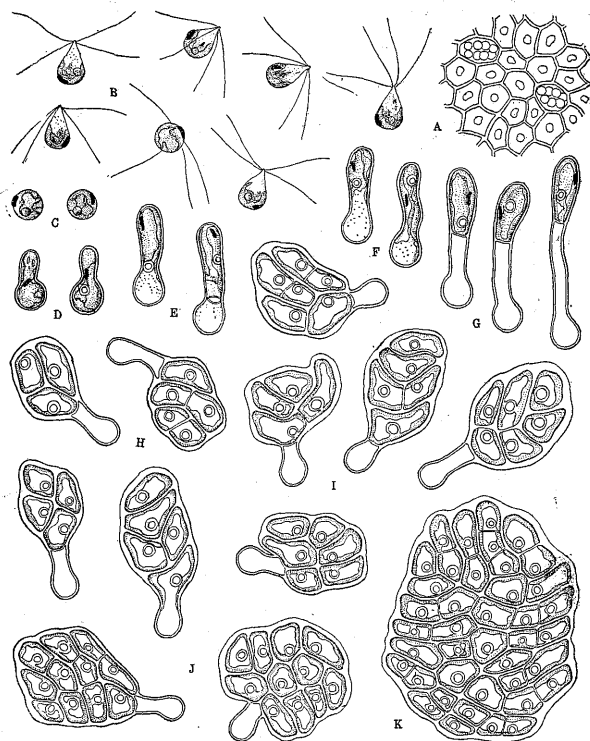


Fig. 1. A, surface view of emptied fertile cells with apertures. B, quadriflagellate swimmers. C, settled swimmers. D, germination of swimmers. E-G, 2 days old sporelings. H-J, 4-5 days old sporelings. K, 6 days old one. (A, $\times 350$, B-G, $\times 900$, H-K, $\times 700$).

の細胞系の成長は頂端成長による。

(3) 生活環 成長過程のどのような stage で生殖細胞を形成するだろうか、また生殖細胞はどんな性質をもつものだろうかを明かにするために幾つかの実験を行つたが、次にその結果を報告する。

(i) 1956年4月27日に4本の鞭毛をもつ無性的な游走細胞をスライドグラスに孢子附けして室内培養後5月2日に海中に設置した生簀によつて培養を続けた。この発生体は6月4日の観察で再び4鞭毛の游走細胞の放出が確認された。この時の発生体は Fig. 3, S, T に示した。

(ii) ① 1956年8月23日に(i)と同様4鞭毛の游走細胞を孢子附けたスライドグラスAを3日間室内培養し、後に海中で培養を続け9月9日に孢子放出実験を試みた処、4鞭毛の游走細胞が多数放出された。15日間培養のこの発生体は Fig. 3, I—K に示したもので、1層の体である事がわかる。

Fig. 2. A, B, 15 days old sporelings. C, D, 25 days old ones. (A-D, $\times 300$)

② ①と同様な処理をしたスライドグラスBは9月21日まで海中培養を続行してから孢子放出実験を行つた処、やはり4鞭毛の游走細胞が多数放出された。この時の発生体は Fig. 3, P, Q に示した。

③ スライドグラスA及びBから放出され4鞭毛をもつ游走細胞は更にスライドグ

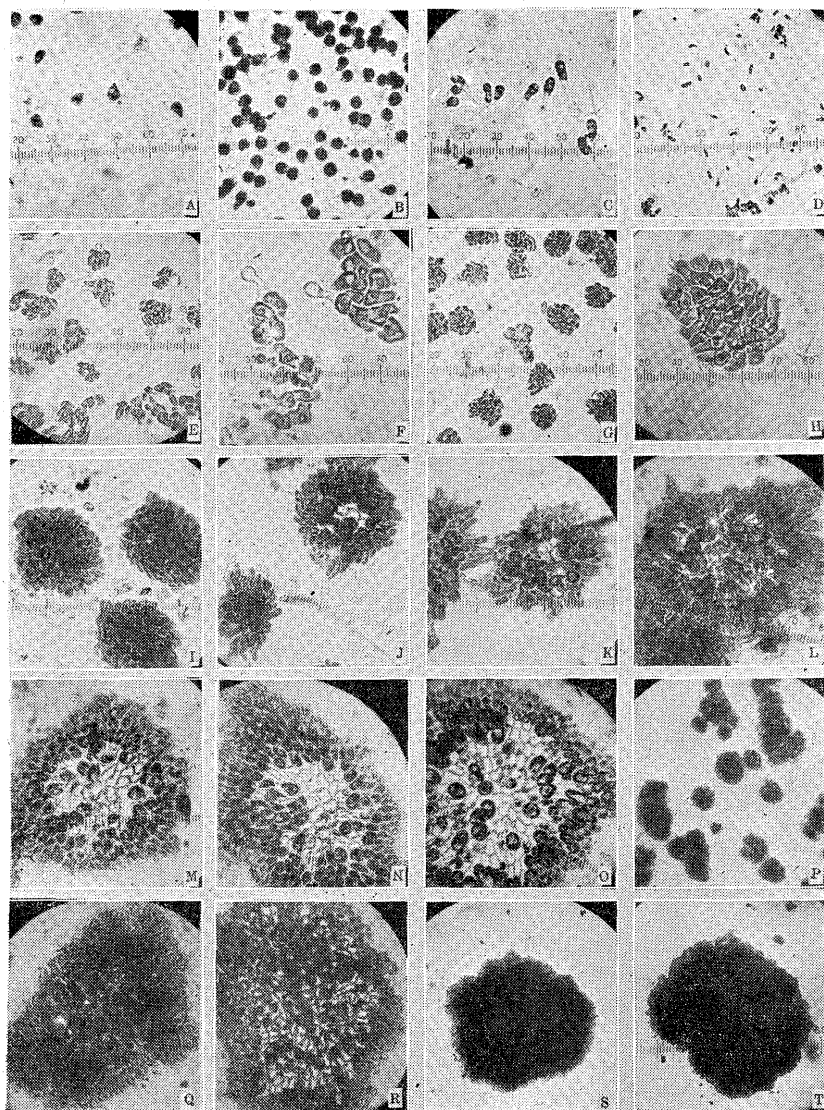


Fig. 3. A, B, swarmer. C, D, germination of swarmer. E, F, 4-5 days old sporelings. G, H, 6-7 days old ones. I-K, 15 days old sporeling bearing emptied fertile parts. L-O, 21 days old sporelings bearing emptied fertile parts. P-R, 25-30 days old sporelings. S, T, 39 days old ones. (A-C, F, H, $\times 350$, D, E, G, I-K, L-O, Q, R, $\times 150$, R-T, $\times 35$).

ラス C, D にそれぞれ胞子付けされ前回同様の培養実験が行われた。

④ 9月29日の観察でスライドグラス C 上の発生体は再び4鞭毛の游走細胞の形と放出が確かめられた。この発生体は Fig. 3, L—O に示した。

⑤ スライドグラス D 上の発生体の生殖細胞については観察に失敗した。

尚 (i) (ii) の実験期間中の水温はそれぞれ 15.1—20.4°C, 21.6—25.2°C であった。

処で 1952 年以降機会ある毎に観察したデータによると、天然に生育する個体では Fig. 3, P 乃至 S, T 程度の stage において最もよく生殖細胞の形成の見られるのが常であった。

2 考 察

Pseudulvella 属の生殖については、属のタイプとなつた *P. americana* (Snow) Wille (= *Ulvela americana* Snow) で Snow (1899) が胞子嚢と4鞭毛の游走子を報告している。後に Philipose (1946) はマドラス産の同種でこの生殖現象を確かめ、更に游走子は直接新個体になる事を観察した。又 Setchell & Gardner (1920) は *P. consociata* Setch. & Gard. と *P. applanata* Setch. & Gard. の2種で胞子嚢を観察したが、形成される游走細胞の機能については確認する事ができず、これは今後の課題であると述べている。1937年 Annand はそのうち1種 *P. applanata* で4鞭毛の游走子の形成放出を見たが、その後の発芽についての観察は充分でない。上述の業績と筆者の結果を比較してみると、胞子嚢の様子又は游走細胞の様子等大変良く似ている。ただ従来諸結果によると胞子嚢は体の中央部の多層の部分に作られるとなつてゐるが、筆者の場合は必ずしもそのみと限らず、1層の部分にも更に又体全体が1層だけのものにも見られた。ちなみにこの現象は同じ科の *Protoderma* のそれを想起せるものがあり興味が深い。処でここで注意したい事は、こういつた事は発生体を海中で一定日数培養後室内に移しての培養及び胞子放出実験に際してしばしば見られたものであつて、更に海中で培養を続けたもの又は天然に生育しているものでは余り見られず、極く普通には多層の体においてである。この事は生殖細胞形成の機構解明に当つて参考とならう。

尚この海藻は年中生育が見られしかも年内に少くとも数世代は繰り返すので、生態的な面では Ephemerophyceous (Feldmann, 1952) な海藻といえる。

次に游走細胞の形状は緑藻類の他の幾つかのグループ（例えばアオサ科、ミドリゲ目、ミル目等）とちがつて三角形乃至卵円形に近い。勿論この形は游泳状況や健康状態によりかなりの変化はあるが、Prostratae の数種の観察の結果にある程度共通すると思われる。或はこのグループの類縁系統を検討する際に一つの手掛かりになるかもしれない。

生活環について考察してみよう。観察の項で述べたように 1956 年 4—6 月と 1956 年 8—9 月の実験で無性的な4鞭毛をもつ游走細胞に起因する発生体から再び4鞭毛の游走細胞が形成放出されたという事実は、この海藻が無性生殖だけで世代を繰り返している

事を証明した事になろう。ただここで問題となる事は近時真性紅藻類で漸次明かにされつつあるように、ある場合には有性生殖をももつかもかもしれない点である。しかしこの事は年を通じて異つた季節に、いつも4鞭毛の游走細胞しか見られなかつたという第1表の結果を付加える事により、かなり強く否定できると思う。ちなみにこれと同じような現象が既にこの属と極めて近縁な *Ulvella* 属の1種で知られている。即ち Beesley (1904) は淡水産の *U. beesley* Fritsch について長期の培養実験を行つた結果、放出される游走細胞は常に游走子のみであり配偶子の游走細胞は全く見られない。発芽体は7-8 週間後には再び游走子を形成する。そして游走子による無性生殖のみによつて数世代が続けられる事を確かめた。こういった事から考えて *U. beesley* 及び筆者の *P. sp.* は恐らく“その生活環上において有性世代を喪失してしまつたもの”ではなからうかと思われる。

一般に Chaetophorales について、われわれは heterotrichous form の概念を以て性格づける事ができる。処で Chaetophorales の藻類数種について生活環を研究した Singh (1954) によると、典型的な heterotrichous form をもつ *Stigeoclonium farctum* は単相の一相植物であるが、prostrate system が分枝した仮根状に変つている *S. amoenum* は単複相の二相植物で同型世代交代の生活環型式をとるものであるという。Singh (1954 A) はこれらの事から恐らく前者は Chaetophorales の原始型のものであり、これに対し後者は次の属の *Draparnaldia* と連絡し更にそれは *Draparnaldiopsis*, *Frittschiella* 等へ進むべきものであると考へている。尚後に述べた3属はいずれも同型世代交代が確かめられている。

さて *Pseudulvella* や *Ulvella* の属する Prostratae を眺めて見ると、上述の諸属とは極めて対照的に projecting system が著しく又は完全に suppression されている。興味ある事には、このグループは極端に性の分化の見られる *Chaetonema* と *Aphanochaete* を除く外のものでは信頼できる有性生殖の確認はない。尚無性生殖は広く知られている。もし上述の筆者及び Beesley の観察に誤りがないとすれば、特殊な prostratae system のみからなるこのグループは、少くとも生活環の全くちがつた2のグループを含んでいる事になる。これらの事柄は heterotrichous form の類縁関係を追跡する際に特に考慮する必要があるだろう。尚生活環上において有性生殖を喪失したグループは、その事が同型世代交代の型式の次に *Cladophora glomerata* (List, 1930) や *Valonia utricularis* (Schechner-Fries, 1934; Schussnig, 1938) で知られた生活環型式を経る事によつて由来したものであるかどうかは今後の検討にまきたい。

それにしても栄養体形成過程の平行現象の例としてしばしば挙げられている緑藻類における *Pseudulvella*, *Ulvella* などと紅藻類のベニマダラ *Hildenbrandia* が共に有性世代の見られない事は大変面白い。

最後に *Pseudulella* の独立性についてであるが、この属のタイプである *P. americana*

は初め Snow (1899) により *Ulvella* 属として記載されたが、後に Wille (1909) はこの植物に対して新属 *Pseudulvella* を設立した。その主な理由は *Ulvella* 属の細胞が多核でピレノイド無かつ游走子の鞭毛が2本であるに対し、*Pseudulvella* は単核でピレノイドをもちかつ4鞭毛であるという点である。しかし後に Dangeard (1931) は *U. lens* と *U. setchellii* を精査した結果、細胞内に1核1ピレノイドをもつ事を確認し、*Pseudulvella* 属の独立性について問題を提供した。筆者は伊豆下田産の、縁辺の細胞がY字状を呈する *Ulvella* like の海藻でやはりピレノイドの存在を確かめ得る事ができた。尚 Smith (1944) は両属の信頼できる区別点として鞭毛の数を採用している。しかし緑藻類全般を通じて游走子の鞭毛の数を調べて見るに、同じ属でも種類によつて2本又は4本のものがある事はかなり広く知られている (例. *Enteromorpha*, *Ulva*, etc.)。 *Pseudulvella* 属の独立性については更に検討を加えなければならないが、恐らく *Ulvella* 属との明確な区別は無いように思われる。

§ 摘 要

1. 成熟個体は周年見られるが、高温の時期は低温時より多い。
2. 生殖器官の形成は縁辺部を除いて、中央多層部が極く普通である。しかし1層の部分にも見られる。
3. 孢子嚢は栄養体構成細胞がそのまま変成したもので、1孢子嚢内に4-8-16 游走細胞が作られる。
4. 游走細胞は1眼点4鞭毛をもち正の走光性を示す。接合現象は見られない。形は三角形乃至卵円形に近い。
5. 配偶子の游走細胞は見られない。
6. 発芽型式は間接盤状型であり、発芽後遅くとも1ヶ月内で成熟する。
7. 生態学的見地から、この海藻は Ephemerophyceous であるといえる。
8. 無性的な4鞭毛の游走細胞に由来する植物体は再び同様な游走細胞を形成放出した。この植物は、有性世代を喪失した生活環をとつていると思われる。
9. *Pseudulvella* 属の独立性は疑問がある。

終りに指導と校閲を賜つた九大・瀬川宗吉博士に御礼申上げる。又東教大・伊藤洋三輪知雄両教授に深い感謝の意を表する。尚北大・山田幸男教授は貴重な文献をお貸し下さつた。記して御礼申上げる。

Résumé

The life-history of *Pseudulvella* sp. was studied by means of field and laboratory culture experiments of its swimmers.

The material in this experiment chiefly came from the aquaria of the Shimada Marine Biological Station, and partly from the Bay of Nabeta near the station.

In culture, the fertile thalli of this species were observed throughout the year. But they were seen much more abundant during the higher temperature season.

The swimmers are produced from cells not only in the pluristromatic central portion but also often in the monostromatic peripheral ones. They become globose and are converted into sporangia in which mostly 8 or 16 swimmers are formed.

The swimmers are quadriflagellate and roundly oval or triangular in shape, being $6.2-7.0\ \mu$ long and $3.5-4.5\ \mu$ broad. They possess a conspicuous eyespot in the posterior part and show a positive reaction to light. No case of conjugation was observed between the swimmers.

The swimmers germinate in the manner on the "mediate discal type" proposed by Inoh (1947) in the Florideae and grow directly into new thalli. Usually, they became adult within a month at the latest. Judging from an ecological point of view, this alga seems to be ephemerophyceous.

The adult thallus represents a radially-branched circular disc, the cells of which are longer than broad, containing a parietal chloroplast and a pyrenoid. From the thallus again quadriflagellate swimmers are formed. In the writer's experiment, no other kind of reproduction has been observed. From the facts mentioned above, it is suggested that the life-cycle of the present alga is of the degenerated type by the suppression of the sexual generation.

The exact distinction between *Ulvella* and *Pseudulvella* is very doubtful.

引 用 文 献

- (1) Annand, D. L. Jour. Bot., **75** (1937) (2) Beesley, L. New Phytol., **3** (1904)
 (3) Daeggaard, P. Bull. Soc. Bot. France, **78** (1931) (4) Feldmann, J. Ecology of marine algae. in G. M. Smith, Manual of Phycology, (1951) (5) Fritsch F. E. The structure and reproduction of the algae, **1** (1935) (6) 猪野俊平, 海藻の発生 (1947) (7) List, H. Arch. f. Protistenk., **72** (1930) (8) Philipose, M. T. Jour. Indian Bot. Soc. M. O. P. Iyengar Commemoration Volume (1946) (9) Schechner-Fries, M. Oesterr. Bot. Zeitschr., **83** (1934) (10) Schussnig, B. Planta, **28** (1938) (11) Setchell, W. A. & N. L. Gardner, Univ. Calif. Publ. Bot., **8** (1920) (12) Singh, R. N. Rev. Algologique, N. S. **1** (1954) (13) ———, 8e Congr. Intern. Bot., sec. **17** (1954A) (14) Smith, G. M. Marine algae of the Monterey Peninsula (1944) (15) ———, Fresh-water algae of the United States, 2nd ed. (1950) (16) Snow, J. W. Bot. Gaz., **27** (1899) (17) Wille, N. Conjugatae und Chlorophyceae. in A. Engler & K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I, **2**: (1909)